

УДК 576.895.121:597.583.1(470.22)

© 1992

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ *PROTEOCEPHALUS PERCAE* (CESTODA: PROTEOCEPHALIDEA) В ОЗЕРЕ РИНДОЗЕРО

Л.В.Аникиева

Изучена морфология цестоды *Proteocephalus percae* — типичного паразита окуня *Perca fluviatilis* в оз. Риндозеро. Выявлена изменчивость 8 возрастных группировок. Показана связь их морфологических параметров со спецификой паразито-хозяйинных отношений на разных этапах развития популяции.

Популяционная морфология — одно из новых направлений экологии. В ее основе лежит представление о популяции как об элементарной структурной «единице» вида и как о форме его существования. В работах по популяционной морфологии различают два основных направления — внутривидовое и межвидовое. В первом случае изучается изменчивость как приспособленность популяции к конкретным условиям среды. Во втором — при сравнении изменчивости разных популяций выявляются пути формирования новых приспособительных свойств (Яблоков, 1982).

Вопросы популяционной морфологии гельминтов рыб в настоящее время еще недостаточно разработаны. Проведенные исследования выполнены в основном на отдельных возрастных группах гельминтов преимущественно взрослых, что не дает общего представления о популяции как о целостной системе.

Целью настоящей работы явилось изучение морфологической изменчивости цестоды *Proteocephalus percae* — типичного паразита окуня *Perca fluviatilis* в рамках биологической, пространственной и временной структур популяции в водоеме. Биологическая структура популяции *P. percae* включает свободноживущую фазу — яйцо (оокофа с 3 оболочками) и 3 паразитических (две личиночные — процеркоид и плероцеркоид и взрослую, или половозрелую), которые пространственно распределены в 3 средах: во внешней среде, веслоногих рачках (*Cyclopoida* и *Calanoida*) и окуне. Временная структура популяции обусловлена годовым циклом развития паразита с осенним заражением окончательного хозяина и весенним созреванием цестод.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал по морфологической изменчивости *P. percae* собирали на оз. Риндозеро (Аникиева и др., 1983) в 1986-1987 гг. одновременно с изучением численности популяции и ее основных характеристик (Iechko, Anikieva, 1991; Евсеева, 1991). Анализировали 4 преимагинальные группировки яйца, процеркоиды, молодые плероцеркоиды, перезимовавшие плероцеркоиды и 4 выборки взрослых гельминтов, собранные 19.03, 20.05, 9.06 и 22.06, развитие которых протекало при разной температуре воды: +4° (под льдом), +7° (после распада льда), +10 и +16°. Они условно названы зимней (1-я выборка), весенней (2-я выборка) и летней (3-я и 4-я выборки).

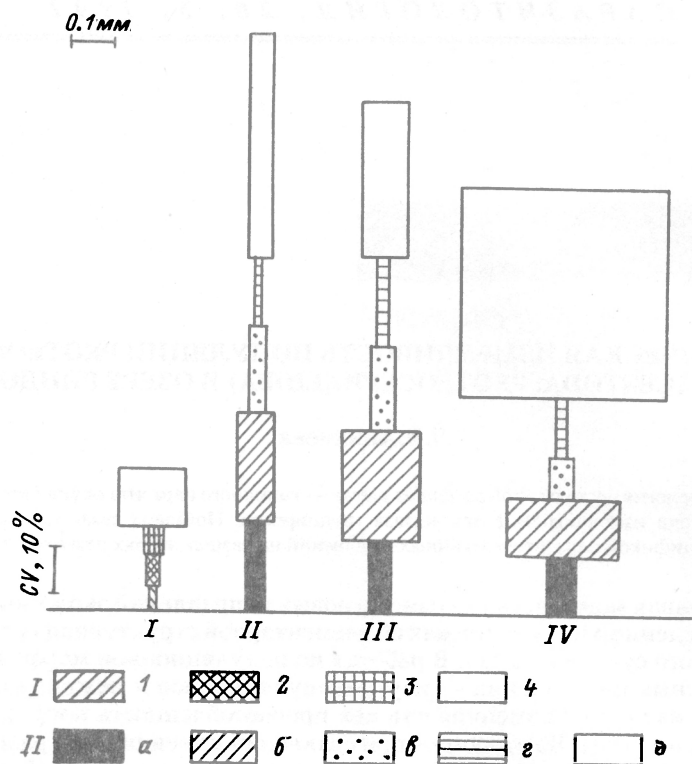


Рис. 1. Изменение размеров разновозрастных группировок *P. percae*.

I — яйца: 1 — онкосфера, 2 — внутренняя оболочка, 3 — средняя оболочка, 4 — наружная оболочка; II — процеркоиды: а — длина сколекса, б — ширина сколекса, в — диаметр боковой присоски, г — диаметр апикальной присоски, д — длина тела; III — молодые плероцеркоиды; IV — перезимовавшие плероцеркоиды. Обозначения для III и IV такие же, как и для II.

Fig. 1. Changes in the sizes of *Proteocephalus percae* groupings of different age.

Гельминтов фиксировали 70-градусным спиртом, изготавливали постоянные препараты и микроскопировали. Яйца и процеркоиды измеряли живыми. Всего выделено 22 признака. Из них 4 встречаются только у яиц (размеры онкосферы и трех ее оболочек), 5 признаков — общие у личинок и взрослых: сколекс (длина, ширина), диаметр боковых присосок, диаметр апикальной присоски, общая длина тела и 11 признаков только у взрослых гельминтов: половозрелые членики (длина, ширина), семенники (количество, длина, ширина), бурса цирруса (длина, ширина), яичник (размах и высота крыльев), отношение длины членика к его ширине, отношение длины бурса цирруса к ширине членика. Данные обработаны статистически (Лакин, 1973).

Каждая выборка, за исключением процеркоидов, которых было собрано всего 12, включает по 30 экз.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Яйца *P. percae* — единственная свободноживущая фаза в жизненном цикле пестод — имеют сравнительно невысокие показатели изменчивости. Наиболее слабо варьируют размеры онкосферы и прилегающих к ней внутренней и средней оболочек.

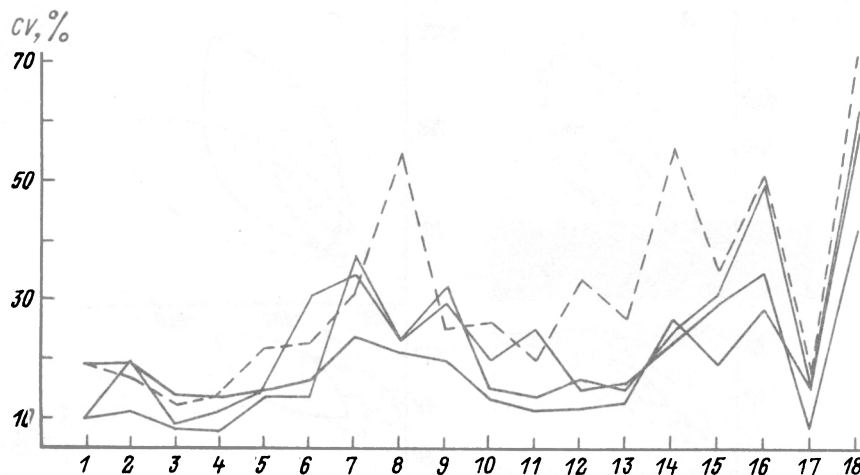


Рис. 2. Вариабельность CV отдельных признаков *P. percae*.

По оси ординат — CV % ; по оси абсцисс — признаки; 1 — длина сколекса; 2 — ширина сколекса; 3 — длина боковой присоски; 4 — ширина боковой присоски; 5 — длина апикальной присоски; 6 — ширина апикальной присоски; 7 — длина членика; 8 — ширина членика; 9 — количество семенников; 10 — длина семенников; 11 — ширина семенников; 12 — длина бурсы цирруса; 13 — ширина бурсы цирруса; 14 — длина яичника; 15 — ширина яичника; 16 — отношение длины членика к его ширине; 17 — отношение длины бурсы цирруса к ширине членика; 18 — длина тела.

Fig. 2. Variability CV of individual characters of *Proteocephalus percae*.

Изменчивость наружной оболочки, имеющей непосредственный контакт с внешней средой, значительно выше (рис. 1).

Размеры процеркоидов колеблются в широких пределах. Наиболее сильно варьируют длина тела и ширина сколекса. На этой фазе формируется сколекс округлой формы с шириной, превышающей длину в 1.5—3 раза, и маленькой апикальной присоской, составляющей менее 1/2 диаметра боковой.

При последующем росте и развитии паразита сколекс лишь увеличивается в размерах, но сохраняет те же пропорции.

Индивидуальная изменчивость молодых плероцеркоидов в окуне высока. По-прежнему широко варьирует длина тела и ширина сколекса. Увеличивается коэффициент вариации CV длины сколекса. Перезимовавшие плероцеркоиды крупнее. Коэффициент вариации всех признаков, за исключением длины тела, имеет минимальные значения, что связано со спецификой возрастных особенностей этой группировки (рис. 1).

Зрелые гельминты характеризуются наиболее сложным строением. Выделенные нами признаки были объединены в функциональные комплексы: прикрепления (сколекс и присоски), трофики (длина и ширина члеников) и воспроизводства (семенники, бурса цирруса, яичник и общая длина стробилы). Установлено, что размеры сколекса и присосок взаимосвязаны (коэффициент корреляции длины и ширины сколекса составляет 0.58, боковых и апикальной присосок 0.79) и не зависят от длины стробилы. Положительная корреляция выявлена между шириной членика, длиной бурсы цирруса и размахом крыльев яичника. По степени изменчивости признаки половозрелых червей распадаются на 2 группы. Первой группе, в которую входят 5 признаков (длина и ширина сколекса, диаметр боковых и апикальной присосок, отношение длины бурсы цирруса к его ширине), свойственна сравнительно невысокая изменчивость (до 25%). Для второй группы характерна изменчивость, превышающая 25%. Группа в свою очередь подразделяется на 2 подгруппы: а) CV до 40%

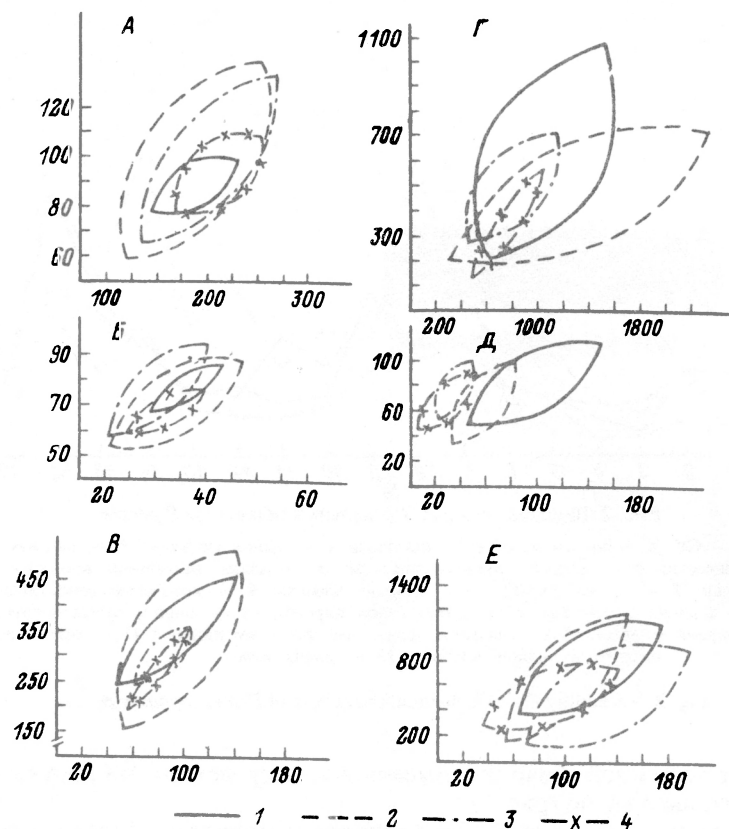


Рис. 3. Пределы значений показателей признаков взрослых *P. percae* из разных выборок. 1 — 19.03; 2 — 20.05; 3 — 9.06; 4 — 22.06; А — сколекс; Б — присоска: по оси ординат — диаметр боковых присосок, по оси абсцисс — диаметр апикальной присоски; В — бурса цирруса; Г — членик; Д — семенники: по оси ординат — длина, по оси абсцисс — количество; Е — яичник: по оси ординат — размах крыльев, по оси абсцисс — ширина. А, Б, Г: по оси абсцисс — ширина, по оси ординат — длина.

Fig. 3. The limits of values of indices of characters for adult *Proteocephalus percae* from different samples.

(длина члеников, количество и диаметр семенников, длина бурсы цирруса и высота крыльев яичника — всего 5 признаков) и б) CV более 40% (отношение длины членика к его ширине, ширина члеников, длина крыльев яичника и длина стробилы) (рис.2). Меньшая вариабельность органов прикрепления показывает, что размеры сколекса в большей степени адаптированы к виду хозяина (окунь). На стробилу более выраженное воздействие оказывают другие факторы. К малоизменчивым признакам относится и отношение длины бурсы цирруса к ширине членика.

Особенностью развития *P. percae* является порционное созревание и элиминация особей. Поэтому отдельные группировки формируются при разной температуре и биофизиологическом состоянии хозяина. Установлено, что исследованные нами выборки (зимняя, весенняя и две летних) взрослых гельминтов имеют специфические параметры показателей признаков. Обнаружены различия в пределах и средних значениях признаков и характере их варьирования (рис. 2, 3). Наиболее существенно различались признаки, характеризующие трофическую и репродуктивную функции гельминтов (размер половозрелых члеников и отношение длины членика к его

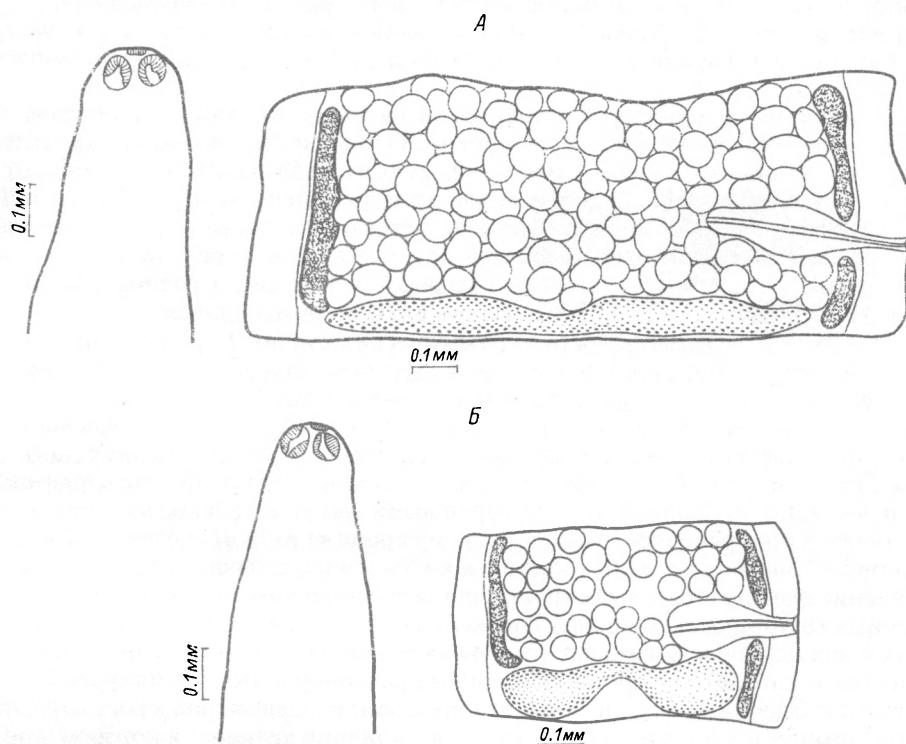


Рис. 4. Сколекс и членик *P. percae* из разных выборок.
А — 19.03.1987 г.; Б — 22.06.1987 г.

Fig. 4. Scolex and proglottis of *Proteocephalus percae* from different samples.

ширине, количество семенников и длина бursy цирруса). Высокая степень различия морфометрических показателей стробил из крайних выборок (зимней и второй летней) позволяют считать их отдельными фенологическими формами (рис. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Морфологическая изменчивость является одним из популяционных параметров, с помощью которого возможно получение дополнительной информации о состоянии популяции и ее приспособленности к условиям среды. Известно, что изменчивость свободноживущих видов колеблется от 4 до 10%, чаще всего CV составляет 5-6% (Джиллер, 1988). Изучение морфологии *P. percae* показало, что этот вид имеет более широкие границы варьирования параметров. Высокая внутривидовая изменчивость ранее была обнаружена у гельминтов других систематических групп (Ройтман, Казаков, 1977; Amin, 1975; Ринчино, 1990, и др.). Анализ выполненных работ позволяет считать, что высокая степень изменчивости закономерна для паразитических видов. Она направлена на более полное освоение ими экологической ниши, что необходимо для успешного прохождения жизненного цикла.

Благодаря изменчивости в популяции всегда присутствуют особи, сохраняющие свою приспособленность к среде, несмотря на флуктуации внутривидовых и внешних по отношению к популяции условий развития (Северцов, 1990). Выявлен-

ная нами фенотипическая изменчивость *P. percae* отражает широкую норму реакции этого вида на условия среды. Изменчивость разных признаков неодинакова. У признаков, находящихся под большим влиянием внешней среды как прямом (температура), так и опосредованном (состояние хозяина), фенотипическая изменчивость выше.

Изменчивость отдельных возрастных групп неодинакова. Наиболее консервативна свободноживущая фаза. Закон большого числа яиц паразитов связан с их высокой смертностью. Вероятно, в этом случае морфологическая однотипность онкосфер, характерная и для зародышей других видов цестод (Куперман, 1973; Фрезе, 1987), биологически более целесообразна. Она сочетается с высокой вариабельностью размеров наружной оболочки, определяющей плавучесть яиц. В результате «экологически» зародыши весьма гетерогенны. Рассредоточение яиц в разных горизонтах водоема обеспечивает их попадание в разные виды беспозвоночных.

Морфологическая изменчивость паразитических стадий *P. percae* значительно выше. В литературе признаются 2 основных фактора, определяющих морфогенез цестод: гостальность и плотность (Павловский, Гнездилов, 1949; Фрезе, 1987). Полученные нами данные позволили установить, что изменчивость в значительной степени определяется спецификой паразито-хозяинных отношений в двух системах: процеркоид-промежуточный хозяин и плероцеркоиды и половозрелые черви-окончателный хозяин. На формирование плероцеркоидов существенное влияние оказывает степень их приуроченности к конкретному промежуточному хозяину. Широкий круг промежуточных хозяев, относящихся к разным подотрядам, определяет ведущее значение фактора гостальности и расширяет морфологическую вариабельность личиночных группировок. В период заражения окуня (осень) высокая изменчивость молодых плероцеркоидов отражает условия их развития в промежуточных хозяевах. В дальнейшем (зимой) внутривидовые различия в этой группировке становятся меньше. Здесь взаимодействуют два процесса: неравномерный рост паразитов в течение зимних месяцев и стабилизирующее влияние хозяина, в котором элиминируются особи с отклонениями в развитии.

Процессы роста, созревания и элиминации взрослых гельминтов связаны с изменением температуры, которая действует на паразита и хозяина разнонаправленно. Прямое воздействие температуры увеличивает скорость роста и созревания гельминтов и приводит к внутривидовой конкуренции. Повышение температуры воды свыше 8° вызывает формирование иммунного ответа у окуня (Hokanson, 1977). Его внутреннее состояние приобретает ведущее значение для взрослых цестод и влияет на их морфологию. Анализ коэффициентов вариации 4 половозрелых группировок *P. percae* показывает, что зимняя (19.03) и первая летняя (9.06) выборки имеют относительно небольшую изменчивость, а весенняя (20.05) и вторая летняя (22.06) заметно большую. Установленный характер вариабельности морфометрических показателей *P. percae* отражает изменения в состоянии системы «паразит-хозяин». Зимой при низкой температуре воды иммунная система окуня толерантна к гельминтам, их рост замедлен, а численность низка, соответственно низка и изменчивость признаков. В условиях неустойчивой кормовой базы значительно варьирует лишь длина члеников.

На весеннюю группировку действуют два фактора: внутривидовая конкуренция, обусловленная началом интенсивного роста цестод, и увеличение сопротивляемости хозяина. Оба фактора вызывают усиление вариабельности параметров и приводят к еще большему снижению численности взрослых гельминтов. Поэтому следующая (первая летняя) группировка формируется в более стабильных условиях и характеризуется более однородными показателями признаков. Однако дальнейшее повышение температуры усиливает иммунные реакции хозяина, что вновь приводит к увеличению изменчивости второй летней группировки.

Список литературы

- Аникиева Л. В., Малахова Р. П., Иешко Е. П. Экологический анализ паразитов сиговых рыб. Л., 1983. 168 с.
- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М., 1988. 182 с.
- Евсеева Н. В. Роль промежуточных хозяев в динамике зараженности окуня цестодой *Proteocephalus percae* // Эколого-популяционный анализ паразитов и кровососущих членистоногих. Петрозаводск, 1991. С. 93—103.
- Куперман Б. И. Ленточные черви рода *Triaenophorus* - паразиты рыб. Л., 1973. 208 с.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1973. 343 с.
- Павловский Е. Н., Гнездилов В. Г. Фактор множественности при экспериментальном заражении лентецом широким // ДАН СССР. Нов. сер. 1949. Т. 67, вып. 4. С. 755—758.
- Ринчино В. Л. Гостальная изменчивость и репродуктивные особенности *Syathocephalus truncatus* (Pallas, 1781) из рыб оз. Байкал // Паразиты и болезни гидробионтов Ледовитоморской провинции. Новосибирск, 1990. С. 49—55.
- Ройтман В. А., Казаков Б. Е. Некоторые аспекты изучения морфологической изменчивости гельминтов на примере трематод рода *Azygia* // Тр. ГЕЛАН. 1977. Т. 27. С. 110—128.
- Северцов А. С. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности // Журн. Общей биологии. 1990. Т. 51, N 5. С. 579—590.
- Фреze В. И. Модификационный полиморфизм лентецов морфофункциональные, экологические и эволюционные аспекты: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1987. 46 с.
- Яблоков А. В. Популяционная морфология — пути развития и очередные задачи // Проблемы развития морфологии животных. М., 1982. С. 90—112.
- Amin O. M. Variability in *Acanthocephalus parksidei* Amin, 1974 (*Acanthocephala*: *Echinorhynchidae*) // J. Parasitol. 1975. Vol. 61, N 2. P. 307—317.
- Hokanson K. E. F. Temperature requirements of some percids and adaptations to the seasonal temperature cycle // J. Fish. Res. Board Canad. 1977. Vol. 34. P. 1524—1550.
- Ieshko E. P., Anikieva L. V. Live tables in fish helminths and their analysis with the cestode *Proteocephalus percae*, a specific parasite of the perch *Perca fluviatilis* take as example // Ecol. parasitol. Petrozavodsk, 1991. Vol. 1. P. 33—41.

Институт биологии КНЦ РАН,
Петрозаводск

Поступила 14.10.1991

MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF THE POPULATION OF PROTEOCEPHALUS PERCAE (CESTODA: PROTEOCEPHALIDEA) FROM LAKE RINDOZERO

L. V. Anikieva

Key words: *Proteocephalus percae*, populational morphology, variability, age groupings

SUMMARY

The morphology of the cestode *Proteocephalus percae*, a typical parasite of *Perca fluviatilis*, from Lake Rindozero has been studied. The variability of 8 age groupings has been revealed and the connection of their morphological parameters with the specificity of host-parasite relationships at different developmental stages of the population has been shown.